第 38 卷第 2 期
2018 年 1 月
生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.38,No.2
Jan.,2018

DOI: 10.5846/stxb201612132559
高丽倩,赵允格,许明祥,孙会,杨巧云.生物土壤结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响.生态学报,2018,38(2):678-688.
Gao L Q, Zhao Y G, Xu M X, Sun H, Yang Q Y.The effects of biological soil crust succession on soil ecological stoichiometry characteristics.Acta Ecologica Sinica,2018,38(2):678-688.

生物土壤结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响

高丽倩[1],赵允格[1,2,*],许明祥[1,2],孙　会[3],杨巧云[2]
1 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌　712100
2 西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌　712100
3 北方民族大学 生物科学与工程学院,银川　750021

摘要:生物土壤结皮(生物结皮)是干旱半干旱地区重要的地表覆被物,能够固定碳氮,影响养分循环,从而可能引起土壤化学计量特征的变化。以黄土丘陵区不同演替阶段生物结皮为研究对象,研究该区生态恢复初期生物结皮演替对土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量特征的影响。结果表明:(1)生物结皮显著增加了生物结皮层 C、N、P 含量,后期藓结皮较初期藻结皮 C、N、P 含量分别增加了 161%、127%和 9%,均显著高于其下 0—10 cm 土壤;(2)土壤 C/N 随着生物结皮演替变化较小,范围为 10.0—11.8,C/P 和 N/P 在演替后期分别是初期的 2.4 倍和 2.1 倍, 均显著高于其下 0—10 cm 土壤;(3)生物结皮土壤 C/N、C/P 与 N/P 受坡向影响较大,并与藓生物量显著正相关,与土壤容重显著负相关;(4)生物结皮显著影响土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征,使生物结皮层显著不同于其下层土壤及裸地;(5)生物结皮演替加速表层土壤养分恢复,影响程度可至其下 2 cm 土层。研究初次从土壤化学计量特征的角度揭示生物结皮对土壤养分循环的贡献,对于旱半干旱地区生态修复和管理具有指导意义。

关键词: 藓;藻;碳;氮;磷;生态恢复;干旱半干旱地区

The effects of biological soil crust succession on soil ecological stoichiometry characteristics

GAO Liqian[1], ZHAO Yunge[1,2,*], XU Mingxiang[1,2], SUN Hui[3], YANG Qiaoyun[2]
1 *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling* 712100, *China*
2 *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling* 712100, *China*
3 *College of Biological Science and Engineering, Beifang University of Nationalities, Yinchuan* 750021, *China*

Abstract: Biological soil crusts (biocrusts) are ubiquitous living surface covers in arid and semi-arid regions. The succession of biocrusts exerts significant influence on soil nutrient cycles owing to their functions of carbon and nitrogen fixation. Therefore, soil ecological stoichiometry characteristics are likely to be affected by the succession of biocrusts. To explore the effects of biocrusts on the contents of organic carbon (C), total nitrogen (N), total phosphorus (P), and their stoichiometric characteristics, biocrusts in six successional stages, totaling 59 sites, were chosen from the hilly Loess Plateau region. Biocrusts and subsoils (0—2 cm, 2—5 cm, and 5—10 cm) were sampled at each site. The contents of C, N, and P were analyzed and their ratios were calculated. The results showed that biocrusts significantly affected the contents of C, N, and P, and their ratios, which resulted in differences between biocrusts and the soils beneath them. Further, the differences increased with the succession of the biocrusts. The contents of C, N, and P significantly increased in the

基金项目:国家自然科学基金(41571268,41271298)
收稿日期:2016-12-13;　　**网络出版日期**:2017-09-14
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zyunge@ms.iswc.ac.cn

biocrust layers, which were significantly higher than that of the subsoils (0—10 cm). The contents of C, N, and P in biocrusts increased by 161%, 127%, and 9%, respectively, in the later successional stage compared with that in the earlier stage. The ratios of C/N, C/P, and N/P in biocrusts were all significantly higher than in the soils beneath them (0—10 cm). Variances of C/N were lower than that of C/P and N/P, with a range from 10.0 to 11.8. The C/P and N/P ratios in the later successional stage of biocrusts were 2.4 and 2.1 times as high as that in the earlier successional stage, respectively. The slope aspect was the major influencing factor for the ecological stoichiometry characteristics of biocrusts. The ratios of C/N, C/P, and N/P were positively correlated with moss biomass and negatively correlated with soil bulk density. The recovery of topsoil nutrients was improved owing to the succession of biocrusts and the improvement of recovery appeared to be limited to a maximum depth of 2 cm under the biocrusts. Owing to the significant influences of biocrust succession on soil nutrients and their stoichiometric characteristics, and the differences between biocrusts and their subsoil, biocrusts play a crucial role for ecological restoration in arid and semi-arid regions. The results reveal the contribution of biocrusts to nutrient cycles from the perspective of soil stoichiometric characteristics and the study provides scientific basis to the ecological restoration and management in arid and semi-arid regions.

Key Words: moss; cyanobacteria; carbon; nitrogen; phosphorus; ecological restoration; arid and semi-arid regions

生态化学计量学,是研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学,以及元素平衡对生态交互作用影响的一种理论,是近年来新兴的一个生态学研究领域,是生态学与生物化学、土壤化学研究领域的新方向,也是研究土壤——植物相互作用与碳(C)、氮(N)、磷(P)循环的新思路[1-2]。目前,生态化学计量学已经广泛应用于种群动态、养分利用效率、生态系统比较分析和森林演替与衰退及全球 C、N、P 生物地球化学循环等研究中,并取得了许多研究成果[2]。土壤作为生态系统养分循环的重要调节者而备受重视,因此生态化学计量学在土壤养分循环与限制作用研究中的应用也越来越受到关注[2-4]。

生物土壤结皮(简称生物结皮)在干旱、半干旱生态系统中占有重要位置,其中的固氮蓝藻可以增加表层土壤的 N 输入[5-6],结皮生物固定的 C 可以增加表层土壤的有机质含量,保持土壤肥力[7-8]。因此,其对干旱半干旱地区的养分循环有着不可忽视的作用[7,9]。据估计,每年由生物结皮输入土壤的 N 可达 0.7—100 kg/hm^2[6,10],对 C 的吸收约为 3.9 Pg/a,相当于陆地植被净初级生产力的 7% [11]。生物结皮可以活化 P,使表层全 P 及速效 P 均显著增加[12-14]。因此,生物结皮的发育演替可能同时改变了土壤养分的化学计量特征,相关的研究却鲜见报道。而从生态化学计量特征的角度分析干旱半干旱地区生物结皮对土壤养分的贡献,可能更能揭示生物结皮在生态系统中对养分的供给功能。基于此,本研究以黄土丘陵区生态恢复初期(< 30 a)生物结皮为对象,研究该区生物结皮演替过程中 C、N、P 含量及其化学计量特征的变化,从土壤化学计量特征角度揭示生物结皮对干旱半干旱生态系统养分的贡献,以期为该区生态恢复和管理提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究主要在陕西省延安市安塞县(109°18′E,36°51′N)进行。该县属于典型的黄土高原丘陵沟壑区,气候区划上属于暖温带半干旱季风气候。平均海拔 1200 m,相对高差 100—300 m,年均气温 8.8℃,多年平均降水量 505 mm。年日照 2300—2400 h,≥10℃的积温为 3282 ℃,干燥度指数 K=1.48,无霜期 157 d,降水年度分配不均,7—9 月降水量占年降水量的 60%左右,且多暴雨。

地带性土壤为黑垆土,由于严重的水土流失,黑垆土损失殆尽,土壤以黄土母质上发育来的黄绵土(钙质干润雏形土)为主。植被区划上,属于森林草原的南部边缘,地带性植被为暖温性灌草丛和草甸草原群落,主要物种有长芒草(*Stipa bungeana*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemun*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、茭蒿(*Artemisia giraldii*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、狼牙刺

(*Sophora viciifolia*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)以及柠条(*Caragana korshinskii*)等。

1.2 样品采集及测定项目

1.2.1 不同演替阶段生物结皮样品采集

以研究区退耕 3—30 a 的撂荒地为研究对象,结合生物结皮的盖度及生物量选取人为扰动少,生物结皮相对完整的退耕地作为研究样地,包括生物结皮的不同发育阶段(表 1),共计 56 个样地。并以同区域坡耕地作为裸地对照。样地特征及物理属性参见文献[15]。每个样地用 25 样点法(25 cm×25 cm 小样方)以样地形状按照梅花状或之字状布设 10 个样方调查生物结皮种类及盖度,记录样方中藓、地衣、藻、裸土、小石砾、高等植物、植物枯落物的出现频率,以各类物种在调查总点数的百分数计算其相应的覆盖度。同时记录采样区海拔、坡度、坡向、植被状况及土壤侵蚀状况等立地条件。每个样地选取 5 点分别采取生物结皮层及其下伏 0—2 cm,2—5 cm 和 5—10 cm 的土壤样品,同层混合作为一个分析样。土壤样品带回实验室风干,过 1 mm 和 0.25 mm 筛备用。同时用直径为 9 cm 的培养皿在每个土壤样品采集点附近采集原状生物结皮样品,风干遮光保存以测定生物结皮生物量。采样时,选取高等植被间的空地进行,避免植被根系影响。

1.2.2 测定项目及方法

土壤有机碳采用重铬酸钾外加热法测定。

全氮采用凯氏定氮法测定。

全磷采用高氯酸-硫酸消解钼锑抗比色法测定。

藓生物量测定:将风干遮光保存的藓结皮用水喷湿,使其脱离休眠状态,然后用打孔器取一定面积(0.95 cm^2)的样品放入网筛中冲洗,收集网筛中藓植物放至称量瓶中,于 85℃ 杀青 30 min 后,65℃ 烘干至恒重后称重,计算出单位面积藓植物生物量(g/dm^2)。运用聚类分析方法将藓生物量划分为 6 个等级,代表生物结皮的发育阶段,见表 1。

表 1 生物结皮演替阶段生物量等级划分及概况

Table 1 Characteristics of the sampling sites grouped by successional stages (mean±SD)

生物量等级 Biomass classes	样地数 Number of sites	藓生物量 Moss biomass/(g/dm^2)	藻生物量 Cyanobacterial biomass/(mg/g)	植被盖度 Vegetation cover/%	生物结皮盖度 Biocrust cover/%	生物结皮容重 Bulk density of biocrusts/(g/cm^3)
1	4	—	3.67±1.10	40.0±13.5	89.0±8.9	1.29±0.02
2	9	1.71±0.05	5.68±1.10	57.3±19.6	86.0±3.0	1.16±0.06
3	17	2.91±0.12	8.20±1.93	50.6±17.6	90.7±3.1	1.10±0.03
4	13	3.31±0.05	7.46±2.77	70.0±5.0	81.7±9.3	1.11±0.03
5	9	4.31±0.12	8.29±2.13	54.5±20.5	80.5±0.7	1.13±0.05
6	4	8.84±0.27	—	58.8±8.5	73.8±5.0	1.12±0.02

藻生物量测定[16]:在暗处用研钵研磨藻结皮,使藻体分散。取(2±0.01)g 样品装入具塞刻度试管中,向试管中加入 10 mL 二甲基亚砜(DMSO),置于 65℃ 恒温水浴锅中遮光萃取 1 h,之后用滤纸过滤,取上清液于波长 665 nm 和 750 nm 处测吸光值,然后加 5 滴 1 mol/L HCl 酸化,10 min 后置于波长 665 nm 和 750 nm 处再次测吸光值。藻类叶绿素 *a* 含量的计算公式为:

$$\mathrm{Chla}=26.73\times[(E_{665}-E_{750})-(A_{665}-A_{750})]\times V/M \quad (1)$$

式中: Chla 为测定的叶绿素 *a* 含量(mg/g);E_{665}和 E_{750}分别为萃取液酸化前于波长 665 nm 和 750 nm 处的吸光值;A_{665}和 A_{750}分别为萃取液酸化后于波长 665 nm 和 750 nm 处的吸光值;V 为萃取液体积(mL);M 为土样质量(g)。

土壤养分恢复指数(NRI)[17]:以坡耕地为对照,计算土壤 C、N、P 含量及其化学计量比在生物结皮不同演替阶段与坡耕地之间的差异,最后将各属性的差异求和平均,以定量描述生物结皮演替对土壤养分的恢复

改良作用。土壤恢复指数的计算公式为:

$$NRI = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}((x_i - x'_i)/x'_i) \times 100\% \quad (2)$$

其中,NRI 为生物结皮土壤恢复指数; x_i 为生物结皮某一演替阶段第 i 个土壤属性值; x'_i 为坡耕地第 i 个土壤属性值。

1.3　数据处理

本研究中土壤 C、N、P 比值均采用元素质量比,运用 SPSS 18.0 对不同演替阶段生物结皮土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征进行单因素方差分析和 LSD 多重比较。其中运用 Kolmogorov-Smirnov test 检验数据的正态性, Levene′s test 进行方差齐性检验。

2　结果分析

2.1　生物结皮演替过程中土壤 C、N、P 含量的变化

土壤有机 C 含量随着生物结皮的发育演替显著增加(图 1)。生物结皮由初期阶段(生物量等级 1)演替至较后期(生物量等级 6)时,土壤有机 C 含量增加了 9.4 g/kg,增幅为 161%。其下层 0—10 cm 土壤有机 C 含量增幅较小,其中 0—2 cm 土壤有机 C 含量显著高于 2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,2—5 cm 和 5—10 cm 土壤无显著差异。随着生物结皮的发育演替,生物结皮层与其下层 0—10 cm 土壤有机 C 含量的差异显著增大。生物结皮演替、土层深度及其交互作用对土壤有机 C 的影响均表现为显著水平(P<0.05,表 2),且土壤有机 C 含量在土层深度上的差异(偏 η^2=0.773)显著高于生物结皮演替及其交互作用。用土壤有机 C 的增加量(生物结皮层与其下层 5—10 cm 土壤有机 C 含量的差值,ΔC)进一步反映生物结皮的发育对土壤有机 C 的影响(图 1),ΔC 随着生物结皮的演替显著增加,演替后期约为初期的 3.3 倍。

土壤全 N 含量随着生物结皮的演替呈显著上升趋势(图 1)。生物结皮由演替初期发育至后期,土壤全 N 含量增加了 0.7 g/kg,增幅为 127%。其下层 0—10 cm 土壤全 N 含量变化较小,0—2 cm 显著高于 2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,2—5 cm 和 5—10 cm 土壤无显著差异。与有机 C 含量类似,随着生物结皮的发育演替,生物结皮层与其下层 0—10 cm 土壤的全 N 含量差异显著增加。生物结皮演替、土层深度及其交互作用对土壤全 N 的影响均达显著水平(P<0.05,表 2)。全 N 含量在土层深度上的差异(偏 η^2=0.740)显著高于生物结皮演替及其交互作用。同样用土壤全 N 增加量(生物结皮层与其下层 5—10 cm 土壤全 N 含量的差值,ΔN)进一步反映生物结皮的发育对土壤全 N 的影响(图 1),ΔN 随着生物结皮的演替显著增加,演替后期约为初期的 1.9 倍。

土壤全 P 含量随生物结皮的演替呈先降低后增加的趋势(图 1)。生物结皮演替至第 2 阶段时,全 P 含量降低了 9%,之后随着生物结皮的演替,全 P 含量呈现增加趋势,演替后期较初期增加了 9%,较第 2 阶段增加了 17%。生物结皮层全 P 含量显著高于其下层 0—2 cm、2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,且随着土壤深度加深显著降低。生物结皮演替和土层深度对土壤全 P 的影响均表现为显著水平(P<0.05,表 2),生物结皮演替的影响(偏 η^2=0.540)高于土层深度(偏 η^2=0.482),其交互作用对全 P 无显著影响。用土壤全 P 增加量(生物结皮层与其下层 5—10 cm 土壤全 P 含量的差值,ΔP)进一步反映生物结皮的发育对土壤全 P 的影响(图 1),土壤全 P 在生物结皮演替前期无明显增加,在第 2 演替阶段以后 ΔP 显著增加,演替后期约为初期的 2.7 倍。

2.2　生物结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响

土壤 C/N 随生物结皮的演替呈缓慢增加趋势(图 2)。在生物结皮演替过程中土壤 C/N 的范围为10.0—11.8,较裸地(8.2)增加了 22%—43%。生物结皮演替后期较初期 C/N 增加了 16%。生物结皮 C/N 显著高于其下层 0—2 cm、2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,其下层土壤(范围为 8.0—9.9)无显著差异。生物结皮演替及土层深度对 C/N 的影响均达显著水平(P<0.05,表 3)。土壤 C/N 在土壤层次上的差异(偏 η^2=0.323)高于生物结皮演替(偏 η^2=0.130),其交互作用对 C/N 无显著影响。

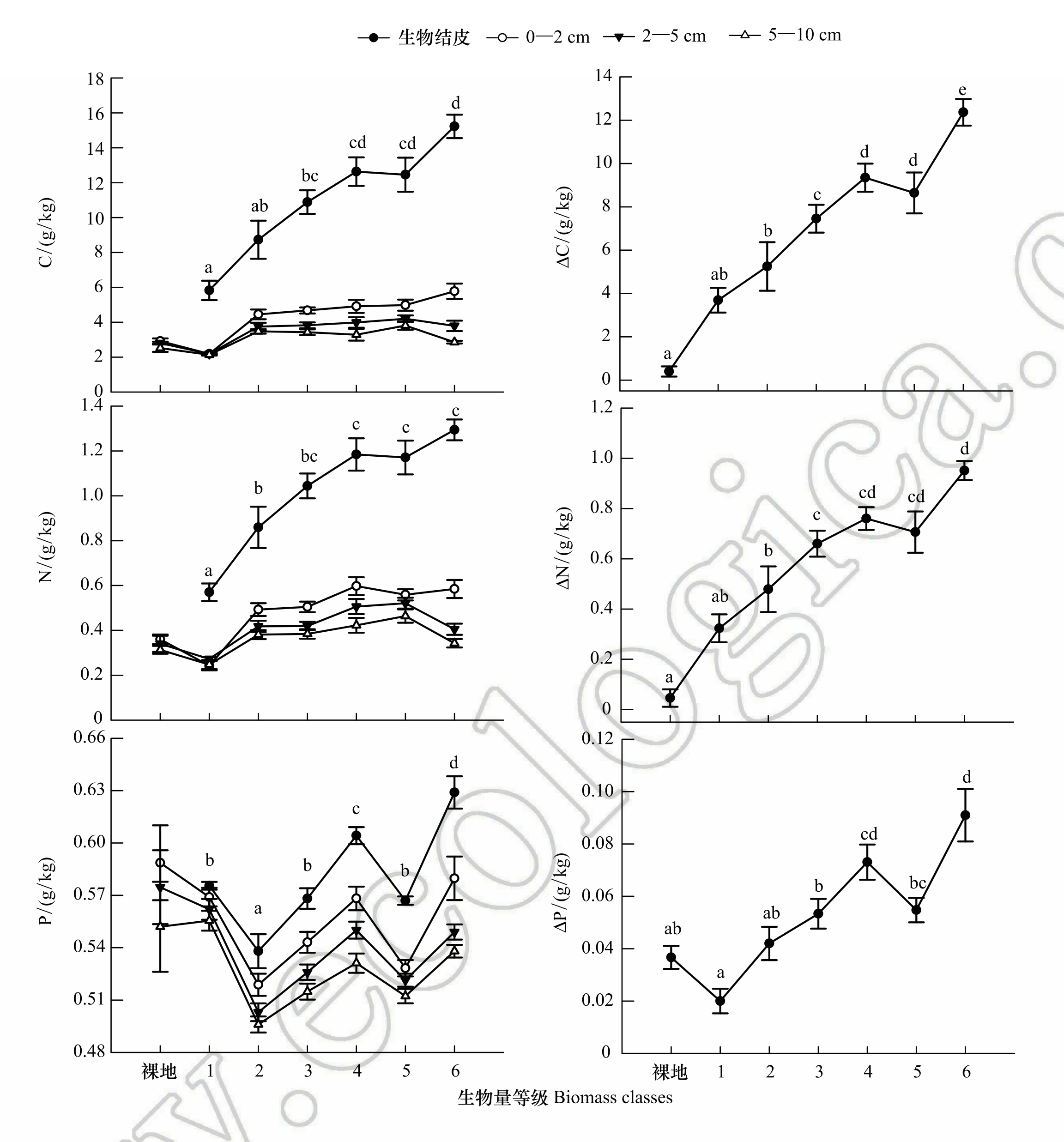


图 1 生物结皮发育对土壤 C、N、P 含量的影响

Fig.1 Influences of biocrust succession on the contents of organic C, total N and P

土壤 C/P 随生物结皮的演替显著增加,范围为 10.1—24.3,较裸地(5.0)增加了 1.0—3.9 倍,至第三演替阶段后,无显著变化(图 2)。生物结皮 C/P 显著高于其下层 0—2 cm、2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,0—2 cm 显著高于 5—10 cm 土壤,下层 0—10 cm 土壤 C/P 范围为 3.9—10.0。随着生物结皮演替,生物结皮层与下层 0—10 cm 土壤 C/P 差异显著增加,下层 0—2 cm、2—5 cm 和 5—10 cm 土壤 C/P 在第二演替阶段之后分层更加明显。生物结皮演替、土层深度及其交互作用对 C/P 的影响均表现为显著水平($P<0.05$,表 3)。土壤 C/P 在土层深度上的差异(偏 $\eta^2=0.749$)显著高于生物结皮演替及其交互作用。

土壤 N/P 随生物结皮的演替显著增加,范围为 1.0—2.1,较裸地(0.6)增加了 0.6—2.5 倍,至第三演替阶段后,N/P 无显著变化(图 2)。生物结皮 N/P 显著高于其下层 0—2 cm、2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,0—2 cm 显著高于 5—10 cm 土壤,下层 0—10 cm 土壤 N/P 范围为 0.4—1.1。随着生物结皮演替,生物结皮层与下层 0—10 cm 土壤 N/P 的差异显著增加,下层 0—2 cm、2—5 cm 和 5—10 cm 土壤 N/P 在第二演替阶段之后分层更加明显。生物结皮演替及土层深度对 N/P 的影响均达显著水平($P<0.05$,表 3),土壤 N/P 在土壤层次上的

差异(偏 $\eta^2=0.694$)高于生物结皮演替(偏 $\eta^2=0.334$),其交互作用对 N/P 无显著影响。

表 2　生物结皮演替、土层深度及其交互作用对土壤 C、N、P 含量的影响

Table 2　Effects of biocrust succession, soil depth and their interaction on the contents of organic C, total N and P

指标 Item	因素 Factor	F	P	偏 η^2 Partial η^2	R^2
	生物结皮演替	12.987	0.000	0.278	
C	土层深度	229.774	0.000	0.773	0.844
	生物量×土层深度	3.887	0.000	0.246	
	生物结皮演替	17.047	0.000	0.336	
N	土层深度	191.267	0.000	0.740	0.827
	生物量×土层深度	2.481	0.001	0.173	
	生物结皮演替	39.493	0.000	0.540	
P	土层深度	62.590	0.000	0.482	0.714
	生物量×土层深度	1.519	0.091	0.113	

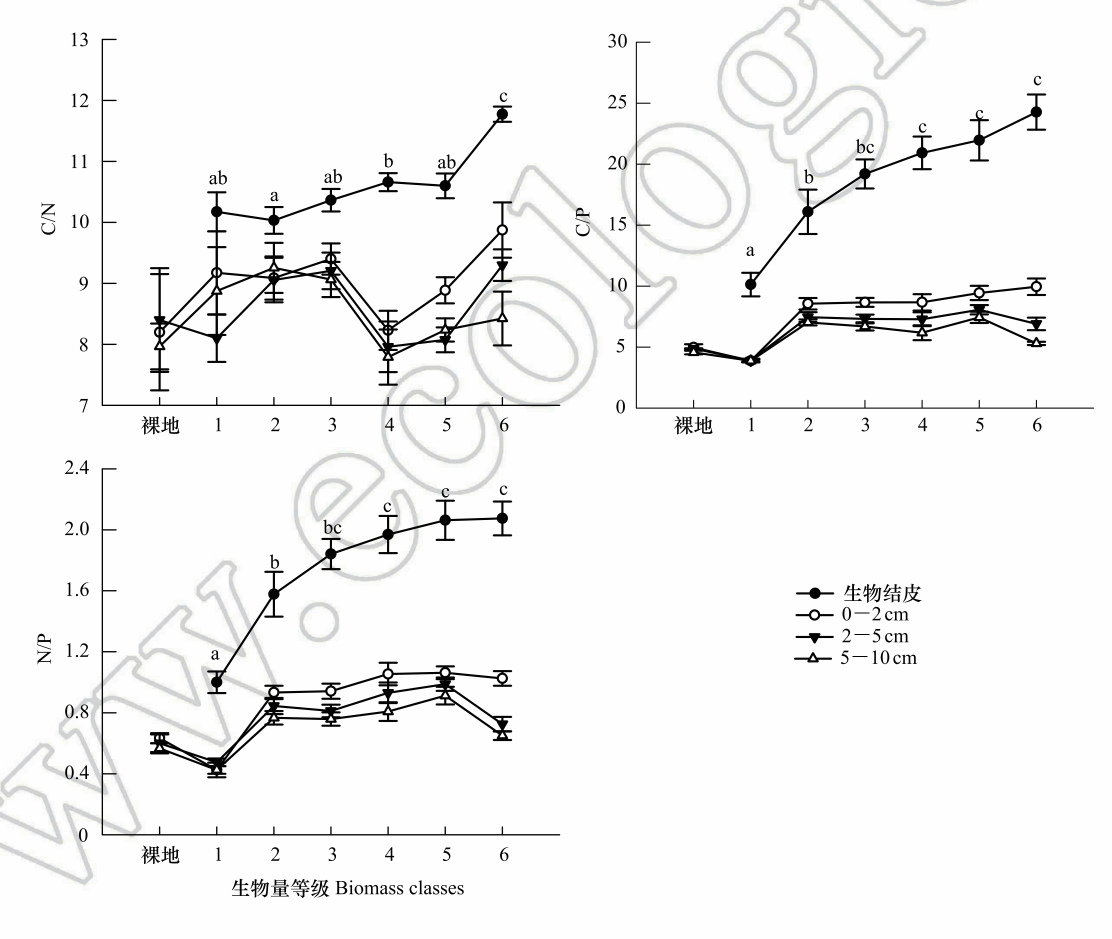


图 2　生物结皮演替对土壤 C、N、P 生态化学计量特征的影响

Fig.2　Effects of biocrust succession on soil C/N, C/P and N/P

2.3　生物结皮土壤生态化学计量特征影响因子

用冗余分析(RDA)对生物结皮土壤化学计量比与生物、地形和土壤因子之间的相关性进行了分析(图 3)。结果显示,土壤化学计量特征与生物结皮生物量和盖度、地形及土壤因子显著相关($P=0.002$),且第一轴和第二轴能够解释 74.3%的变异(第一轴:73.9%,第二轴:0.5%)。土壤化学计量比与坡向、藓结皮生物量显

著正相关(即阴坡>阳坡),与土壤容重显著负相关。

表 3　生物结皮演替、土层深度及其交互作用对 C、N、P 化学计量比的影响

Table 3　Effects of biocrust succession, soil depth and their interactions on soil C/N, C/P and N/P

指标 Item	因素 Factor	F	P	偏 η^2 Partial η^2	R^2
C/N	生物结皮演替	5.030	0.000	0.130	0.468
	土层深度	32.066	0.000	0.323	
	生物量×土层深度	1.490	0.101	0.111	
C/P	生物结皮演替	12.748	0.000	0.275	0.828
	土层深度	201.287	0.000	0.749	
	生物量×土层深度	2.687	0.001	0.184	
N/P	生物结皮演替	16.850	0.000	0.334	0.796
	土层深度	152.951	0.000	0.694	
	生物量×土层深度	1.468	0.109	0.110	

2.4　生物结皮演替对土壤养分恢复的影响

土壤养分恢复指数(NRI)随着生物结皮演替显著增加(图 4)。生物结皮演替初期土壤 NRI 为 58%(以坡耕地为对照),演替后期为 227%,较初期增加了 291%。NRI 在土壤层次上表现为生物结皮层 > 0—2 cm > 2—5 cm 和 5—10 cm 土壤,其中 2—5 cm 和 5—10 cm 土壤无显著差异。生物结皮下层土壤养分在演替初期较坡耕地略有退化,NRI 为-14%,至演替的第二阶段开始有所恢复,但是恢复程度较小。

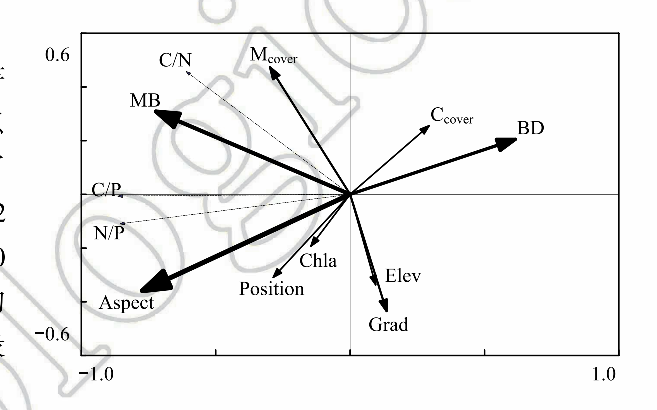


图 3　生物结皮 C、N、P 化学计量比与生物、地形和土壤因子之间的关系排序图(解释量为 74.3%,P=0.002)

Fig.3　Redundancy analysis between the relative ecological stoichiometry characteristics and biocrust, topographic and soil factors (The first two axes explained 74.3% of the variance, P = 0.002)

MB:藓生物量 Moss biomass; Mcover:藓结皮盖度 Moss cover; Ccover:藻结皮盖度 Cyanobacterial cover; Chla:藻结皮生物量 Cyanobacterial biomass; Aspect:坡向 Slope aspect; Position:坡位 Slope position; Elev:海拔 Elevation; Grad:坡度 Gradient; BD:容重 Soil bulk density

3　讨论

3.1　生物结皮演替对土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征的影响

生物结皮是干旱、半干旱生态系统重要的 N 源和 C 源,显著影响土壤有机 C 和全 N 含量[6-7,18]。生物结皮的固 N 和 C 量因地区和物种组成不同而存在差异。沙漠地区每年平均 N 输入量为 6 kg/hm^2[11],且以 *Collema* spp.和 *Nostoc* spp.为主的藻结皮固氮活性显著高于藓结皮[10]。处于半干旱地区的黄土丘陵区藻结皮年均固 N 量为 13 kg/ hm^2,而藓结皮年均固 N 量约为 3 kg/hm^2[5]。与固 N 不同,演替后期的藓结皮的固 C 能力显著高于早期藻结皮[12,18]。本研究也发现随着生物结皮的演替及藓的殖入,有机 C 和全 N 含量均显著增加。虽然藓结皮的固 N 能力较藻结皮低,但由于前期的 N 累积以及藓有机体的腐烂导致演替后期藓结皮土壤全 N 含量高于前期藻结皮。生物结皮对全 P 的影响与有机 C 和全 N 有所差异。在生物结皮演替过程中虽然全 P 含量呈现先降低后增加的趋势,但全 P 增加量(ΔP)随着生物结皮的演替呈现弱增加趋势,表明随着生物结皮的演替,其对全 P 的影响增加。徐杰等[19]也发现土壤 P 含量与苔藓植物生物量呈明显正相关(P<0.05)。张国秀等[14]在黄土丘陵区的研究也同样发现生物结皮的发育可以显著提高生物结皮层全 P 含量。土壤 C、N、P 化学计量特征在不同地区存在差异(表 4)。这可能与不同地区土壤母质和气候条件不同有关。但是各地区均表现为演替后期藓结皮 C、N、P 化学计量比高于前期藻结皮,这与本研究结果一致。说明无论是何种气候和土壤母质,生物结皮对土壤化学计量特征的影响是毋庸置疑的,特别是在极地高寒地区,生物结皮土壤 C/

N、C/P 和 N/P 可高达 40.0、7500.0 和187.5[20],但是其影响程度在不同地区可能存在差别。

通过对 C、N、P 化学计量比与生物、地形及土壤因子的分析(图 3)表明,地形因子坡向对 C、N、P 化学计量特征的影响较大。这可能与不同坡向水热条件不同导致各元素分解矿化速率不同有关。研究发现阳坡的全 P 含量显著高于阴坡[14],C/P 与 N/P 则较低[21]。不同的坡向生物结皮的演替阶段和生物组成也不同[22],阴坡藓结皮盖度及生物量均高于阳坡,这也进一步说明生物结皮不同演替阶段对土壤生态化学计量比的影响存在差异。其次,藓生物量与土壤 C/N、C/P 和 N/P 显著正相关,进一步说明生物结皮的演替对 C、N、P 化学计量比的影响较大。土壤容重与土壤生态化学计量比显著负相关,这可能是由于生物结皮层土壤容重随着生物结皮的发育显著降低(表 1),同时土壤孔隙度增加[15],进而影响微生物活性[23],这也间接说明生物结皮演替对土壤化学计量特征的影响。

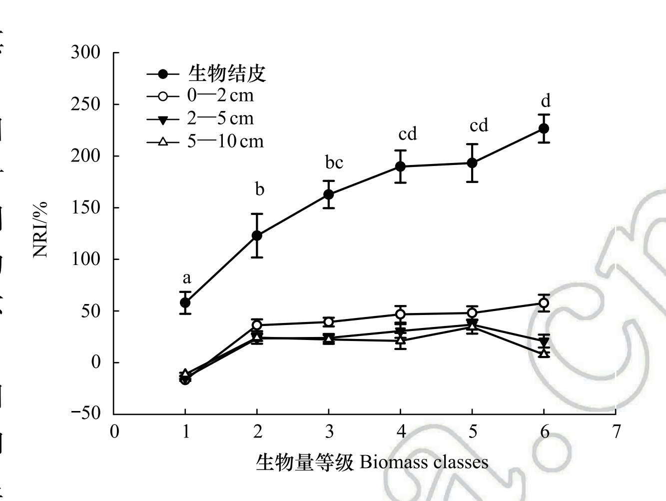


图 4　生物结皮演替对土壤养分恢复的影响

Fig.4　Effects of biocrusts on the recovery of soil nutrients

表 4　不同地区生物结皮土壤化学计量特征

Table 4　Soil ecological stoichiometry characteristics of biocrusts in different areas

地区 Area	降水量 Precipitation/mm	生物结皮类型 Biocrust type	C/N	C/P	N/P	参考文献 Citation
古尔班通古特沙漠	79.5	藻结皮	6.9	9.7	1.4	[25]
Gurbantunggut desert		藓结皮	8.7	18.1	2.1	
腾格里沙漠	186	藻结皮	11.5	12.7	1.1	[18]
Tengger desert		藓结皮	13.2	26.0	2.0	
科尔沁沙地 Horqin sandy land	364	藓结皮	10.1	37.3	3.8	[26]
毛乌素沙地	400	藻结皮	9.4	10.0	1.1	[27]
Mu Us sandy land		藓结皮	10.9	24.4	2.2	
黄土丘陵区	500	藻结皮	10.0	10.1	1.0	本研究
Hilly loess plateau region		藓结皮	11.8	24.3	2.1	

由于生物结皮的发育,有机 C 和全 N 含量在表层急剧增加,显著高于其下层 0—10 cm 土壤,此差异随着生物结皮的发育显著增大(图 1)。而生物结皮对 P 的影响作用较有机 C 和全 N 小,其在土壤层次上表现出显著地分层现象(图 1)。生物结皮演替、土壤深度及其交互作用对土壤 C、N、P 含量的影响也同样说明生物结皮的演替使其在垂直分布上显著地不同于下层土壤,特别是 C 和 N 含量由于生物结皮发育使其在土壤层次上的差异最大(表 2 和 3),而对 P 的影响作用则较小,这可能与土壤 P 含量主要取决于土壤母质有关[24]。生物结皮对有机 C 和全 N 在土层深度上的影响较有限,仅可增加其下 0—2 cm 土壤有机 C 和全 N 含量,这可能与固 C 和固 N 生物对光的需求有关。土壤 C、N、P 化学计量特征的结果同样证明生物结皮的发育演替使生物结皮层与其下层土壤存在显著差异,且此差异随着生物结皮的演替显著增大(图 2)。生物结皮演替、土壤深度及其交互作用对土壤化学计量特征的影响也说明生物结皮 C、N、P 化学计量特征在土壤层次上的差异显著高于生物结皮演替及其交互作用,特别 C/P 和 N/P 在生物结皮层与下层土壤间差异较大(表 3)。因此,生物结皮作为干旱半干旱地区重要的地表覆被物,其与下层土壤的显著差异使其具有特殊的生态功能。

3.2　生物结皮对干旱半干旱地区土壤养分循环的影响

土壤 C、N、P 化学计量比是反映土壤内部 C、N、P 循环的主要指标,是确定土壤 C、N、P 平衡特征的一个

重要参数,也可以作为 C、N、P 矿化作用和固持作用的评价指标[28-29]。土壤 C/N 是土壤质量的敏感指标,影响土壤中有机 C 和 N 的循环[30]。一般来讲,土壤 C/N 与有机质分解速率成反比关系[4]。本研究表明生物结皮土壤 C/N 的范围为 10.0—11.8,显著高于该区域农耕地(8.2),但是与本区域森林区 0—10 cm 土壤(9.5—12.6)相近[21]。说明在生物结皮演替过程中土壤有机 C 处于累积状态,同时在演替过程中 C/N 均小于矿化和同化过程的平衡值(15.0),因此,生物结皮演替依然可以向土壤提供较多的有效 N 供维管束植物利用。

较低的 C/P 是 P 有效性高的一个指标[4]。本研究表明,生物结皮演替过程中土壤 C/P 均显著高于同区域农耕地,但变化幅度较大。生物结皮演替初期土壤 C/P 约为 10.1,与同区域森林草原区接近(5.5—10.6)[21],随着生物结皮的发育,C/P 显著增加,到演替中后期(4 等级后)趋于稳定,且最大值约为 24.3,高于同区域森林区(12.6)[21]。说明随着生物结皮的演替,特别是演替中后期 P 的有效性降低,甚至可能会与维管束植物竞争周围环境中的 P 来维持生长[31]。但也有研究发现生物结皮可以向周围维管束植物提供较多的有效 P[32],这可能与生物结皮种类、土壤水分或是 pH 不同有关[33-34]。因此,生物结皮是否可以向周围环境提供有效 P 需要进一步研究。

土壤中的 N、P 是植物生长所必需的矿质营养元素和生态系统中最常见的限制性元素,二者之间具有重要的相互作用,因此将 N/P 作为衡量系统 N、P 养分限制的一个指标。本研究发现,生物结皮演替过程中,N/P 显著增加,至演替中后期(4 等级后)N/P 趋于稳定。高等植被的恢复过程中同样存在 C/P 和 N/P 随植被演替方向逐渐增加的趋势[35]。生物结皮层 N/P(1.0—2.1)显著高于同区域森林区 0—10 cm 土壤(1.07)[21]。同样说明随着生物结皮的演替和时间推移,在生态恢复初期生物结皮土壤可能会受到 P 的限制。由于生物结皮能够固定 C 和 N 的特殊性,其受元素限制的临界 N/P 需要进一步研究,这也同时可能解释生物结皮是与周围维管束植物竞争养分还是向其提供养分的矛盾,对生物结皮的人工恢复也有一定的指导意义。

3.3 生物结皮在干旱半干旱地区生态恢复中的作用

干旱半干旱地区高等植被分布稀疏,生态系统较脆弱。生物结皮分布于高等植物间隙呈连续分布状态,而且高等植被越稀疏,生物结皮覆盖度越高,可达 70%以上[18],对干旱半干旱地区生态恢复及生态系统的稳定具有重要的作用。通过分析生物结皮演替对土壤养分恢复的影响发现,生物结皮的演替可以较大程度地加速表层土壤养分的恢复(图 4),这与高等植被的恢复有助于土壤 C、N、P 等养分的累积类似[35]。但生物结皮下层土壤在演替初期有所退化,至第 2 阶段后有所恢复,恢复程度远低于生物结皮层,这与高等植物恢复初期土壤养分含量有所下降,之后增加的结果相似[23, 36]。由于生物结皮能够固定 C 和 N,使其在发育初期即可累积土壤养分,促进生态系统的恢复。但生物结皮对土壤的恢复在土壤层次上的作用有限,仅可以促进其下 2 cm 土壤的恢复(图 4)。随着时间延长,生物结皮在土壤层次上的作用是否会增加,且在不同的气候区影响程度是否一致仍需要进一步研究。但生物结皮的发育演替能够稳定地表,增加土壤养分,改善地表环境,进而促进生态系统的恢复。因此,其作为干旱半干旱地区主要的地表覆被物,是促进该区特别是干旱地区生态恢复并维系脆弱生态系统稳定的关键因子。

综合生物结皮对土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征的影响可以发现,由于生物结皮的作用,土壤养分快速累积,同时加速表层土壤恢复,使生物结皮层与其下层土壤显著不同。因此生物结皮的发育演替对于后期生态恢复会产生何种影响,以及如何管理生物结皮覆盖的土壤需要进一步研究。此外,对土壤化学计量特征的研究可能是探索生物结皮对地球化学循环影响的一个可能的途径。

4 小结

研究通过对黄土丘陵区生物结皮演替对土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征的影响,得出以下结果:

(1)随着生物结皮演替,生物结皮层土壤 C、N、P 含量显著增加,演替后期较初期分别增加了 161%、127%和 9%,均显著高于其下层 0—10 cm 土壤,该差异随着生物结皮的演替显著增加。

(2)生物结皮演替过程中,C/N 较为稳定,变化范围为 10.0—11.8;C/P 和 N/P 随着生物结皮演替显著增

加,演替后期分别是初期的 2.4 倍和 2.1 倍, 生物结皮层 C、N、P 化学计量比均显著高于其下层 0—10 cm 土壤,该差异随着生物结皮演替显著增加。

(3)生物结皮土壤 C、N、P 化学计量特征与坡向、藓生物量显著正相关,与土壤容重显著负相关。

(4)生物结皮演替加速表层土壤养分恢复,影响程度可至其下 2 cm 土层。

(5)通过对生物结皮土壤化学计量特征的研究可能能够揭示干旱半干旱地区生物结皮对土壤养分循环的贡献,对生态恢复及管理提供科学依据。

参考文献(References):

[1] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009-1018.

[2] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.

[3] Michaels A F. The ratios of life. Science, 2003, 300(5621): 906-907.

[4] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.

[5] Zhao Y G, Xu M X, Belnap J. Potential nitrogen fixation activity of different aged biological soil crusts from rehabilitated grasslands of the hilly Loess Plateau, China. Journal of Arid Environments, 2010, 74(10): 1186-1191.

[6] Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. Biology and Fertility of Soils, 2002, 35(2): 128-135.

[7] Belnap J. Biological soil crusts in deserts: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. Algological Studies, 2003, 109(109): 113-126.

[8] Belnap J, Miller D M, Bedford D R, Phillips S L. Pedological and geological relationships with soil lichen and moss distribution in the eastern Mojave Desert, CA, USA. Journal of Arid Environments, 2014, 106: 45-57.

[9] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, Domingo F. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. Soil Biology & Biochemistry, 2012, 49: 96-105.

[10] Barger N N, Weber B, Garcia-Pichel F, Zaady E, Belnap J. Patterns and controls on nitrogen cycling of biological soil crusts // Weber B, Büdel B, Belnap J, eds. Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Switzerland: Springer International Publishing, 2016: 257-285.

[11] Elbert W, Weber B, Burrows S, Steinkamp J, Büdel B, Andreae M O, Pöschl U. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. Nature Geoscience, 2012, 5(7): 459-462.

[12] 赵允格, 许明祥, 王全九, 邵明安. 黄土丘陵区退耕地生物结皮对土壤理化性状的影响. 自然资源学报, 2006, 21(3): 441-448.

[13] 赵允格, 许明祥, 王全九, 邵明安. 黄土丘陵区退耕地生物结皮理化性状初报. 应用生态学报, 2006, 17(8): 1429-1434.

[14] 张国秀, 赵允格, 许明祥, 高丽倩. 黄土丘陵区生物结皮对土壤磷素有效性及碱性磷酸酶活性的影响. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(3): 621-628.

[15] 高丽倩, 赵允格, 秦宁强, 张国秀, 杨凯. 黄土丘陵区生物结皮对土壤物理属性的影响. 自然资源学报, 2012, 27(8): 1316-1326.

[16] Castle S C, Morrison C D, Barger N N. Extraction of chlorophyll a from biological soil crusts: a comparison of solvents for spectrophotometric determination. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43(4): 853-856.

[17] 董莉丽, 郑粉莉. 黄土丘陵沟壑区土地利用和植被类型对土壤质量的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, 2010, 46(2): 39-44.

[18] Belnap J, Lange O L. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2003.

[19] 徐杰, 白学良, 田桂泉, 黄洁, 张镝, 冯晓慧. 腾格里沙漠固定沙丘结皮层藓类植物的生态功能及与土壤环境因子的关系. 中国沙漠, 2005, 25(2): 234-242.

[20] Breen K, Lévesque E. The influence of biological soil crusts on soil characteristics along a high arctic glacier foreland, Nunavut, Canada. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2008, 40(2): 287-297.

[21] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 安韶山. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2013, 33(15): 4674-4682.

[22] Zhao Y G, Qin N Q, Weber B, Xu M X. Response of biological soil crusts to raindrop erosivity and underlying influences in the hilly Loess Plateau region, China. Biodiversity and Conservation, 2014, 23(7): 1669-1686.

[23] Zhang C, Liu G B, Xue S, Wang G L. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 97: 40-49.

[24] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.

[25] Zhang B C, Zhou X B, Zhang Y M. Responses of microbial activities and soil physical-chemical properties to the successional process of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Xinjiang. Journal of Arid Land, 2015, 7(1): 101-109.

[26] Zhao H L, Guo Y R, Zhou R L, Drake S. Biological soil crust and surface soil properties in different vegetation types of Horqin Sand Land, China. Catena, 2010, 82(2): 70-76.

[27] 肖波, 赵允格, 许明祥, 邵明安. 陕北黄土区生物结皮条件下土壤养分的积累及流失风险. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1019-1026.

[28] Dise N B, Matzner E, Forsius M. Evaluation of organic horizon C: N ratio as an indicator of nitrate leaching in conifer forests across Europe. Environmental Pollution, 1998, 102(1): 453-456.

[29] Gundersen P, Callesen I, de Vries W. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor ratios. Environmental Pollution, 1998, 102 (Suppl 1): 403-407.

[30] 任书杰, 曹明奎, 陶波, 李克让. 陆地生态系统氮状态对碳循环的限制作用研究进展. 地理科学进展, 2006, 25(4): 58-67.

[31] Harper K T, Belnap J. The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. Journal of Arid Environments, 2001, 47(3): 347-357.

[32] 闫德仁. 沙漠生物结皮对维管植物养分吸收的影响. 干旱区资源与环境, 2009, 23(10): 177-181.

[33] Zhao Y M, Zhu Q K, Li P, Zhao L L, Wang L L, Zheng X L, Ma H. Effects of artificially cultivated biological soil crusts on soil nutrients and biological activities in the Loess Plateau. Journal of Arid Land, 2014, 6(6): 742-752.

[34] Wu Y W, Rao B Q, Wu P P, Liu Y D, Li G B, Li D H. Development of artificially induced biological soil crusts in fields and their effects on top soil. Plant and Soil, 2013, 370(1): 115-124.

[35] 曾全超, 李鑫, 董扬红, 安韶山. 黄土高原延河流域不同植被类型下土壤生态化学计量学特征. 自然资源学报, 2016, 31(11): 1882-1891.

[36] 赵晓单, 曾全超, 安韶山, 方瑛, 马任甜. 黄土高原不同封育年限草地土壤与植物根系的生态化学计量特征. 土壤学报, 2016, 53(6): 1541-1551.